

Ecoesferas: una propuesta de modelización en el ámbito de la escuela de Caminos

Áron Anton, Gregorio de Julián, Agustín Delicado,
Paula Sánchez, Daniel Valero,
Lluís M. García Raffi, Enrique A. Sánchez Pérez.

UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA

aron.daniel.anton@gmail.com, gredeju@cam.upv.es, agdezo@cam.upv.es,
pausnces@cam.upv.es, davahue@cam.upv.es,
lmgarcia@mat.upv.es, easancpe@mat.upv.es

Abstract

Este artículo es el resultado del trabajo final de curso desarrollado por los alumnos de la asignatura Introducción a las Técnicas de Modelización Matemática impartida en la escuela de Caminos. El tema fue propuesto por uno de los estudiantes y el desarrollo del mismo se ha realizado en el aula a través de sesiones tipo seminario de trabajo con discusión y participación de todos los estudiantes y desarrollo del esquema completo de modelización. En él se describen los sistemas autosuficientes que tienen su origen en la investigación espacial, se encuentran las ecuaciones diferenciales que modelan el sistema y se resuelven, comprobando que existe una solución estable autosuficiente.

This article is the result of the work developed by students in the subject “Introducción a las Técnicas de Modelización Matemática” at School of Civil Engineering in Valencia. The topic was proposed by one of the students and its development has been done in the classroom throughout working sessions, seminar and discussion sessions. All of the students have participated in the development of the model on biological self-portable systems that have its origin in the space exploration. The mathematical tools used are the differential equations systems and numerical methods. The resolution shows that there is an stable solution for the system modeled.

Keywords: Sistemas autosuficientes, investigación espacial, modelización, sistemas de ecuaciones diferenciales, métodos numéricos.

Self-sufficient systems, spacial research, modeling, differential equation systems, numerical methods

1 Introducción

La modelización matemática como método didáctico ha sido utilizado por nuestro grupo de trabajo en nuestra universidad desde los años noventa. Durante este tiempo, hemos desarrollado la técnica necesaria para la implementación en las aulas de nuestros procedimientos, que pretenden enseñar matemáticas superiores desde la motivación que nuestros estudiantes, en los últimos años de sus estudios de ingeniería, tienen hacia temas que consideran cercanos a su formación y útiles para su posterior desarrollo profesional. En este trabajo presentamos una experiencia de aula que se ha desarrollado durante el curso 2011-2012 en la Escuela de Caminos, Canales y Puertos de la Universidad Politécnica de Valencia, en el contexto de la asignatura de libre elección Introducción a las Técnicas de Modelización, y en la que estuvieron implicados cuatro alumnos de la escuela de últimos cursos, un estudiante Erasmus y los dos profesores de la asignatura. Al principio de curso, y en paralelo con la exposición de algunos contenidos matemáticos avanzados, se propuso un ejercicio de modelización matemática a desarrollar por todo el grupo conjuntamente. A propuesta de uno de los estudiantes, se decidió establecer un modelo matemático para las llamadas ecoesferas, sistemas biológicos cerrados y autosuficientes, utilizando como herramienta fundamental las ecuaciones diferenciales. Como explicaremos después, se trata de un sistema en el que coexisten tres especies biológicas, entre las que debe existir un equilibrio. La experiencia se realizó siguiendo el siguiente esquema de trabajo. En primer lugar, se hizo una búsqueda de información sobre el particular en internet, buscando artículos que permitieran dar ecuaciones fiables para la descripción de los diferentes procesos implicados. Encontramos varios artículos interesantes, en concreto dos de ellos, cuyas referencias pueden encontrarse en la bibliografía, permitieron proponer el modelo, consistente en la definición de las variables a considerar y un sistema de ecuaciones diferenciales que representan las relaciones entre ellas. Esto se hizo conjuntamente, discutiendo en la pizarra la conveniencia del modelo, como paso previo a su ejecución.

Después, y también de manera conjunta, se pasó a comprobar la verosimilitud del modelo establecido, asignando a las constantes que aparecen en él valores razonables. Esta parte de ejecución llevó bastante tiempo, y es la que resultó más educativa, en el sentido en el que se obligó a los estudiantes a reflexionar sobre las características matemáticas del modelo (estabilidad de las ecuaciones, acotación de las soluciones,...) en relación a la realidad biológica que se pretendía representar. El contraste de resultados, la elaboración conjunta de este trabajo y su presentación constituyeron la última parte de la actividad.

2 Sistema a modelar

EcoSphere es el resultado de la tecnología desarrollada por científicos del Jet Propulsion Laboratory de NASA. Estaban interesados en investigar ecosistemas autosuficientes susceptibles de ser embarcados en un viaje espacial de tal manera que pudieran sobrevivir durante el viaje por el espacio y servir de sustento para los astronautas ([6]). El objeto era construir ecosistemas capaces de aportar alimento y oxígeno al equipo, manteniendo el aire y el agua limpia y reutilizable. El descubrimiento de cómo crear un mundo autosuficiente dentro de un contenedor de vidrio cerrado era el objetivo de los experimentos realizados por la NASA ([11]). El resultado de estos experimentos fue vendido a una empresa que ha creado un producto, que se llama EcoSphere[®]. Es el primer ecosistema totalmente cerrado –completo, portátil– del mundo ([5]).

EcoSphere consiste en agua filtrada de mar donde viven seres activos: microorganismos (algas y bacterias) y pequeñas gambas. No hay que alimentarlos y sólo necesitan como fuente de energía la luz indirecta del sol o luz artificial ([6]). EcoSphere también contiene ramas pequeñas, conchas y rocas para que las gambas tengan un sitio donde esconderse, las bacterias tengan superficie donde aferrarse ([11]), y para que haya una población de microorganismos que las gambas no se pueden comer ([1]). El contenedor del EcoSphere tiene que ser transparente para que la luz pueda llegar al interior ([11]). Como se puede ver en la Figura 1, el funcionamiento del EcoSphere consiste en los siguientes pasos ([11]):

1. La luz (del sol o luz artificial) suministra energía para el crecimiento de las algas.
2. Las algas producen oxígeno y alimento para las gambas.
3. Las gambas comen las algas y consumen oxígeno (pueden comer bacterias descomponedoras también; [1]).
4. Las gambas producen sustancias de desecho, dióxido de carbono de la respiración y excremento sólido de la alimentación.
5. Las bacterias se alimentan del excremento de la digestión de las gambas, convirtiéndola en nutrientes.
6. Las algas usan los nutrientes junto al dióxido de carbono (y la energía de la luz) para reproducirse, y así que las gambas tengan alimento otra vez.

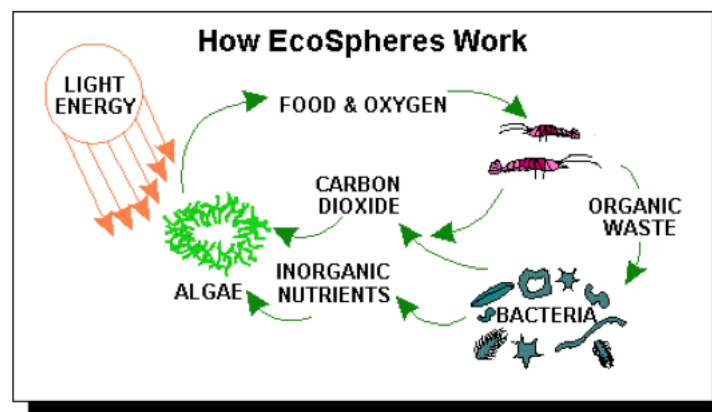


Figura 1: El funcionamiento del EcoSphere ([11]).

La reproducción de las gambas es un hecho raramente observado en el EcoSphere. Es como si las gambas automáticamente supieran que superpoblarían el sistema. Sin embargo ambos tipos de microorganismos se reproducen y las algas también cambian con el tiempo según la disponibilidad de nutrientes ([11]).

Podemos mirar la EcoSphere como un modelo simplificado de la Tierra, que también es un gran ecosistema. Mientras nada perturbe el equilibrio, ambos funcionan bien. En el caso del EcoSphere, pequeños factores como puedan ser la temperatura o la cantidad de luz, etc, pueden alterar el equilibrio ([11]). Un sistema viejo, o lo que es lo mismo que ha perdido sus gambas, puede ser recargado y con buen tratamiento (controlando el caudal de algas en el sistema y la luz suministrada) podemos darle mayor duración a su vida ([1]). Un EcoSphere tiene una

expectativa de vida de dos años, aunque no es raro que la población de gambas pueda sobrevivir hasta siete ([6]).

Estudiando estos ecosistemas, ([10]), se observaba que la densidad de las gambas pertenecientes a la especie *H. Rubra* alcanzaba de forma fluctuante un equilibrio de estabilidad óptimo que dependía tanto de condiciones internas como externas. Eso supone que la gamba tiene el papel de ser un organismo “buffer” y eso puede explicar la larga duración de estos ecosistemas porque impide la superpoblación de los otros microorganismos. Sus propiedades, incluyendo el hecho de que no se reproduzcan en el EcoSphere, confirma su idoneidad. Según el citado artículo, un microcosmos puede sobrevivir hasta 25 años con buenas probabilidades de supervivencia. Existen muchísimas otras maneras de crear una sistema autosuficiente ([3]).

2.1 Formulación matemática del sistema

El primer paso es intentar entender el sistema y encontrar una forma simplificada como base de nuestro modelo. Hemos elegido dos elementos de los muchos posibles: el carbono y el oxígeno, y a partir de la fotosíntesis realizada por las algas, la circulación de estos elementos está garantizada. Naturalmente otros elementos también recorren el ciclo, pero suponemos que su cantidad no limita o afecta significativamente el crecimiento de ninguno de los organismos que viven dentro del EcoSphere. Durante el modelado hicimos otra suposición: la cociente entre la cantidad carbono y la masa de los organismos es constante. Así, el contenido de carbono de los organismos es directamente proporcional a su actividad metabólica. De la misma manera, distinguiremos entre $C_{\text{organico},1}$ y $C_{\text{organico},2}$, dependiendo en qué punto del ciclo interviene y el origen del carbono orgánico.

Siguiendo diferentes artículos científicos, hemos establecido un conjunto de ecuaciones diferenciales acopladas que describen la evolución temporal y la dinámica de las tres componentes vivas del sistema, como se detalla en la siguiente sección donde hemos descrito los diferentes elementos del EcoSphere.

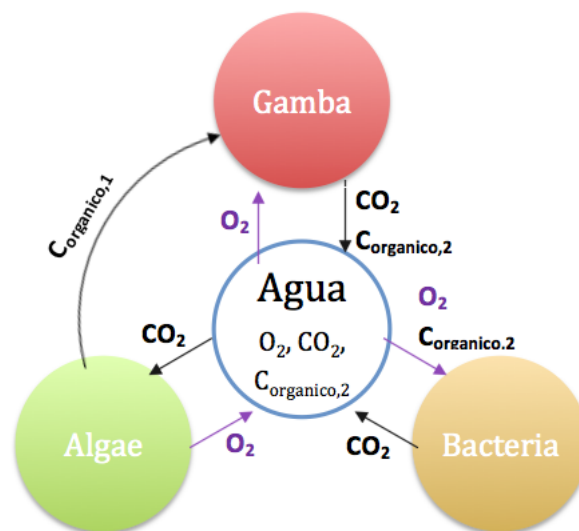


Figura 2: Esquema del sistema.

Algas

Crecimiento

Según Li and Wang, ([9]), podemos usar la siguiente ecuación para el crecimiento de las algas (los valores de los parámetros son valores reales usados en el artículo):

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{\min\{K, p/q\}} \right),$$

donde

x : biomasa carbónica contenida en las algas (medida en términos de densidad).

En nuestro caso lo sustituimos por el peso en g.

$$r_1 = \mu - d(1.15 \text{ day}^{-1}).$$

μ : velocidad de crecimiento máxima de las algas (1.2 day^{-1}).

d : velocidad de pérdida / reciclaje de fósforo producida por las algas (0.05 day^{-1}).

K : constante relativa al contenido de biomasa carbónica de las algas en función de la luminosidad $[0 - 2(mgC)/l]$.

Como hemos establecido que el fósforo no es un elemento limitador en el sistema, no vamos a tener en cuenta el cociente p/q en la ecuación lo que hace referencia a las siguientes constantes:

p : biomasa fosforosa de las algas (medida en términos de densidad)

$$q = \frac{\mu}{\mu-d} q_0.$$

q_0 : proporción entre fósforo y carbono en las algas $[0,004 (mgP)/(mgC)]$.

En aras de la simplificación del modelo, el término $\min\{K, p/q\}$ se sustituirá finalmente por otro proporcional a w , la concentración de $C_{\text{organico},2}$.

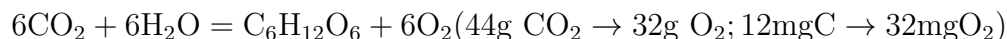
Metabolismo

a) Aprovechamiento de CO_2 .

Chan ([2]) estudia dos especies de diatomea (típico miembro de fitoplancton) en función de la luz que reciben. Para valores de intensidad de luz solar en el que la fotosíntesis alcanza su máximo rendimiento, el aprovechamiento del carbono C es de $0.15 (mgC)/(mgC * h)$.

b) Producción de O_2 .

Según la ecuación de la fotosíntesis, cada mol del CO_2 aprovechado infiere un mol de O_2 liberado.



Gambas

Crecimiento

Suponemos que las gambas no crecen en el sistema. Desde el principio son ejemplares adultos, así que no incorporan carbono para su crecimiento: sólo lo usan para la respiración y una parte queda en sus excrementos. Como las gambas tampoco se reproducen, para saber su velocidad de aprovechamiento agregado de alimento, solo necesitamos conocer el número de individuos y la cantidad individual de consumo.

Bacterias

Crecimiento

Basado en la cinética de Monod ([7]), Kaiser ([8]) establece un modelo de crecimiento de descomponedores que describe bien la realidad. La ecuación, con las constantes usadas para bacterias descomponedoras, es la siguiente:

$$\frac{dx_i}{dt} = \mu_i * x_i = \mu_{\max,i} * f_i^{\text{temp}} * \frac{S_i}{K_{s,i} + S_i} - \delta_i,$$

x_i : concentración del organismo i (kg / kg material de compostaje).

En nuestro caso lo sustituimos por el contenido de carbono en la biomasa (mg).

μ_i : velocidad de crecimiento del organismo i (h^{-1}).

$\mu_{\max,i}$: velocidad de crecimiento máxima del organismo i ($0.2 h^{-1}$).

f_i^{temp} : coeficiente de velocidad dependiente de temperatura del organismo i .

S_i : concentración total de sustratos influyendo el crecimiento del organismo i .

En nuestro caso igual a la concentración de $C_{\text{organico},1}$ (kg / kg material de compostaje).

$K_{s,i}$: constante de saturación del organismo i (2 kg / kg material de compostaje).

En nuestro caso vamos a usar unas unidades distintas: mg C (soluble en el agua).

δ_i : velocidad de la muerte microbial ($0.001 h^{-1}$)

En la ecuación, f_i^{temp} se calcula en el caso de las bacterias como:

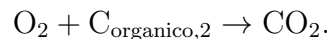
$$f_i^{\text{temp}} = \frac{T(80 - T)}{1600}, \quad T < 80,$$

donde

T : temperatura del proceso ($^{\circ}\text{C}$)

Metabolismo

En este caso, el proceso con el que contribuyen las bacterias al ciclo es a través de la respiración:



Según [12] casi el 80% de la producción de CO_2 en una sistema que contiene una especie de gamba (*Pestarella tyrrhena*) y microorganismos descomponedores, es producido por microorganismos.

Concentraciones en el agua

Sabiendo todas las entradas (aportes) y salidas producidas por los diferentes organismos, podemos calcular su crecimiento y metabolismo y cómo éste influye en las concentraciones en el agua de Oxígeno, CO_2 y $C_{\text{organico},2}$. Esto es necesario ya que la escasez de un compuesto puede causar la muerte de los organismos y por lo tanto del sistema. El sistema será estable y autosuficiente si se alcanza un estado estacionario (en términos de dinámica de las poblaciones) que lo haga viable y ello dependerá no sólo del número de individuos de los diferentes organismos, sino también de las concentraciones de nutrientes.

2.2 Simplificación: variables significativas y ecuaciones

Para realizar el estudio del modelo, vamos a realizar una serie de simplificaciones que harán posible que podamos abordar el problema de forma más efectiva. La solución alcanzada y su interpretación nos permitirán validar o no dichas simplificaciones.

Las gambas juegan el papel de meros transformadores del $C_{\text{organico},1}$ en $C_{\text{organico},2}$ que es consumido por las bacterias que liberan CO_2 al medio acuoso que a su vez es consumido por las algas para transformarlo en $C_{\text{organico},1}$. Para simplificar el ciclo vamos a identificar las concentraciones de $C_{\text{organico},2}$ y CO_2 consumidas y liberadas respectivamente por las bacterias de tal forma que:

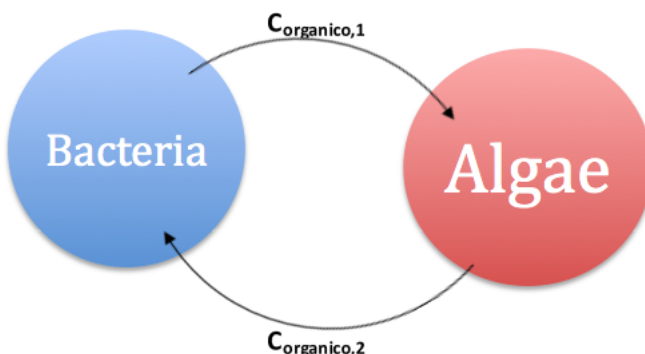


Figura 3: Simplificación del sistema.

Vamos a llamar x a la población de algas, y a la población de bacterias, z a la concentración de $C_{\text{organico},1}$ y w a la concentración de $C_{\text{organico},2}$. De esta manera podemos escribir el sistema de ecuaciones diferenciales que describen la dinámica del sistema como:

$$\frac{dx}{dt} = K_{11}x\left(1 - \frac{x}{K_{12}w}\right) - K_{13}x \quad (1)$$

$$\frac{dy}{dt} = K_{21} \frac{z + K_{22}x}{z + K_{23}y + K_{24}} - K_{25}y \quad (2)$$

$$\frac{dz}{dt} = -K_{31}y + K_{32}x \quad (3)$$

$$\frac{dw}{dt} = K_{41}y - K_{42}x \quad (4)$$

Claramente las ecuaciones (3) y (4) son ecuaciones de balance entre las poblaciones de algas y bacterias en función de la variación de nutrientes disponible. En la ecuación (1) el último término corresponde a la mortalidad de las algas que se considera constante, respondiendo el otro término a la dinámica de la población que es directamente proporcional al número de individuos que constituye dicha población en un instante determinado t de tiempo y un término corrector que tiene en cuenta el cociente entre el número de individuos que forma la población y la concentración de $C_{\text{organico},2}$. La ecuación (2) tiene un segundo término de mortalidad directamente proporcional al número de individuos de la población de bacterias que hay en ese instante t . El primer término de la ecuación (2) modela la dinámica de esta población y es directamente proporcional al número de algas que haya en ese instante e inversamente proporcional a la concentración de individuos en dicho instante. Estas dinámicas de población han sido extraídas de las referencias dadas en la bibliografía.

3 Resultados

La integración del sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden se ha realizado numéricamente por el *Método de Runge-Kutta* de orden 4. Éste se basa en la evaluación de la pendiente de las ecuaciones para 4 intervalos distintos ($t + kdt$ con k entre 0 y 1) entre t y $t + dt$ y en el promedio de éstas para evaluar el nuevo valor de la función en $t + dt$. Asimismo, para resolver las ecuaciones, es necesario partir de una solución inicial y simular todo el transitorio hasta alcanzar el régimen estacionario. Para ello se han elegido unos valores iniciales que se han empleado como primera solución en las iteraciones. Los valores de las constantes empleadas son:

$K_{11} = 0.5$	$K_{12} = 5$	$K_{13} = 0.1$
$K_{21} = 1$	$K_{22} = 0$	$K_{23} = 1$
$K_{24} = 1$	$K_{25} = 0$	$K_{31} = 0.5$
$K_{32} = 1$	$K_{41} = 0.5$	$K_{42} = 1$

Tabla 1: Valores asignados a las constantes. El valor cero indica que los términos correspondientes en la ecuación no fueron finalmente considerados.

Y los valores iniciales:

$x_0 = 1$	$y_0 = 1$	$z_0 = 16$	$w_0 = 1$
-----------	-----------	------------	-----------

Tabla 2: Valores iniciales asignados a las concentraciones de $C_{\text{organico},1}$ y $C_{\text{organico},2}$ así como a las poblaciones de algas y bacterias.

El entorno de programación empleado es Python 2.7 y las bibliotecas de código abierto Numpy, Scipy y Matplotlib. Los resultados obtenidos se pueden ver en la Figura 4. En los instantes iniciales se puede observar que las concentraciones de nutrientes fluctúan pero se mantienen constantes en promedio mientras que las poblaciones de seres vivos comienzan a aumentar (primera gráfica de la Figura 5). A medida que transcurre el tiempo se observa la misma tendencia para las poblaciones de seres vivos, pero se puede observar que existen tendencias claras en las concentraciones de las sustancias: El $C_{\text{organico},1}$ va decreciendo mientras que el $C_{\text{organico},2}$ crece. Esta tendencia se estabiliza cuando el tiempo se hace lo suficientemente grande como se puede observar en la gráfica posterior alcanzándose un estado estacionario, es decir, las poblaciones de seres vivos se estabilizan en valores relativamente grandes al igual que el $C_{\text{organico},2}$, mientras que la concentración efectiva de $C_{\text{organico},1}$ en el medio tiende a cero. Es decir, el carbono orgánico que se produce se consume inmediatamente. En base a estas conclusiones podemos afirmar que la Ecoesfera es viable y el sistema sería autosuficiente con el único aporte de energía externa de la luz solar o luz artificial. Se ha comprobado además mediante un análisis de sensibilidad a los valores iniciales, que pequeñas variaciones en los valores de partida pueden dar lugar a un sistema que no se estabiliza o incluso que desaparece. Ese es también el motivo por el cual al final se han tomado algunas constantes con valor cero, lo que en la práctica implica la eliminación de dichos términos de las ecuaciones. En particular se han hecho cero $K_{22} = 0$ y $K_{25} = 0$, lo que equivale a eliminar en la dinámica de la población de bacterias y, por una parte la dependencia directa con el número de individuos de la población de algas x y por otra el término de mortandad proporcional al número de individuos de la propia población de bacterias y en ese instante.

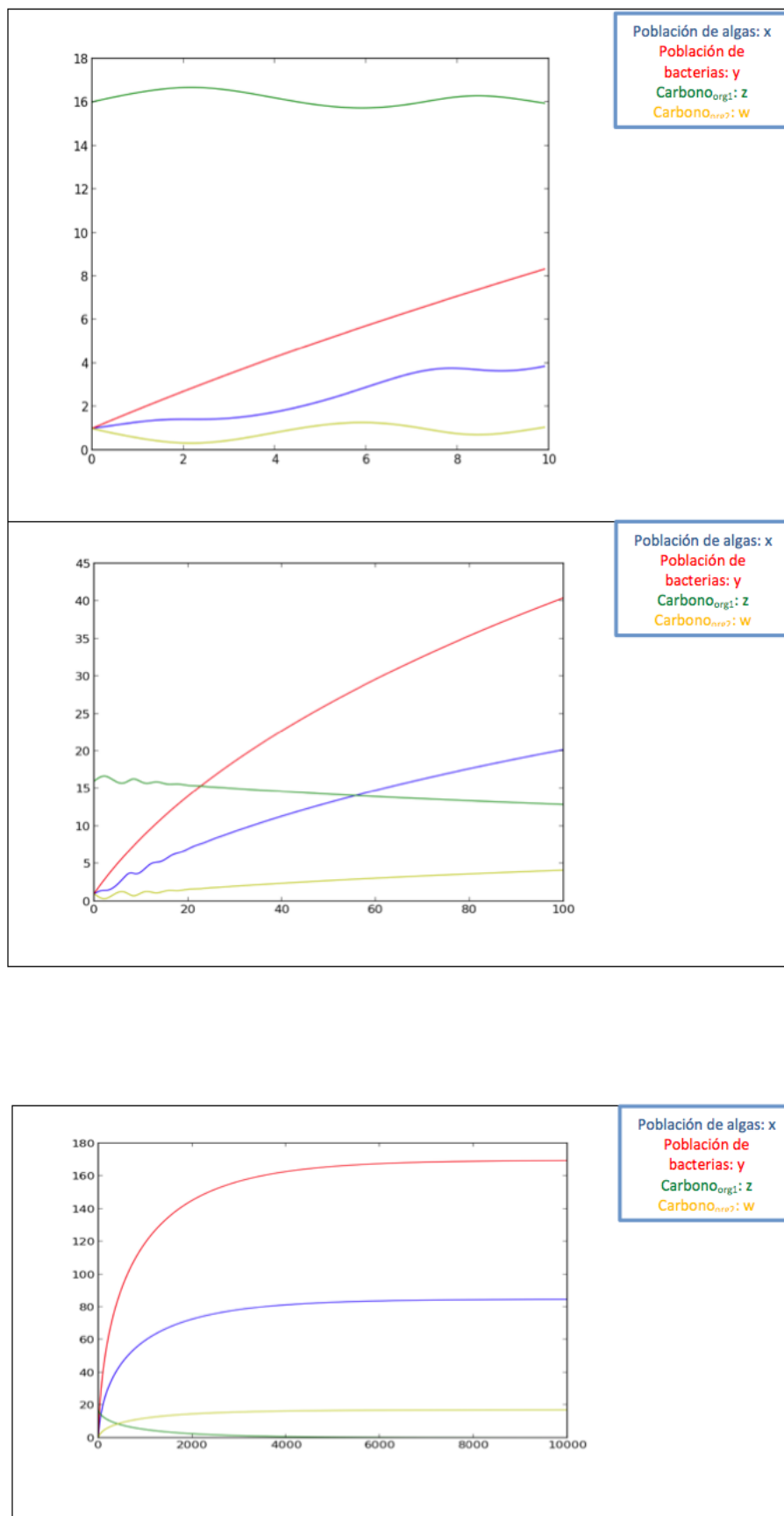


Figura 4: Evolución temporal del sistema.

4 Conclusiones Generales

Como ya se ha comentado en la introducción, la actividad ha sido desarrollada por completo dentro del marco de una asignatura de libre elección de segundo ciclo de la Escuela de Caminos, Canales y Puertos de la Universidad Politécnica de Valencia, *Introducción a las Técnicas de Modelización Matemática* que corresponde al plan anterior a Bolonia. Desde el punto de vista didáctico, el objetivo perseguido era la realización en grupo de una experiencia completa de modelización, desde su planteamiento –seleccionando el tema en función de los intereses del grupo– hasta la presentación de resultados, simulando el ciclo completo de modelización y atendiendo al tipo de actividades científicas o de investigación que, pensamos, deberían formar parte de sus competencias profesionales. Los aspectos formales (presentación, discusión pública...), fueron considerados de interés, al mismo nivel que el planteamiento, búsqueda de información y ejecución del proyecto.

La forma de trabajo elegida muestra a todas luces que, cuando a los alumnos de curso superiores se les da la oportunidad de realizar trabajos creativos, son capaces de llevar a cabo el ciclo completo de la modelización llegando a producciones que imitan los resultados de investigación. Como también se ha comentado en la introducción, la forma en que se han desarrollado las clases ha sido la correspondiente a un seminario, donde se han distribuido tareas y asignado responsabilidades como se hace en los equipos de investigación. Con una elección adecuada de tareas, una atención a los intereses y capacidades del alumnado (que van mucho más allá de las que pretendemos evaluar en las pruebas objetivas de las asignatura ordinarias) y una tutela efectiva, los alumnos desarrollan mecanismos de trabajo, discusión y elaboración muy próximos a los de los de la investigación científica. Ello implica la generación de conocimiento a partir, no sólo de la fuentes manejadas o de la mera transmisión por parte de un experto (rol de profesor), sino también de la argumentación y discusión científica entre los miembros del equipo, el trabajo colaborativo y la comunicación de resultados. Este trabajo ha dado lugar a un póster en las III Jornadas de Modelización Matemática celebradas en la Escuela Politécnica Superior de Gandia, dependiente de la Universidad Politécnica de Valencia, así como una charla que impartió uno de los alumnos firmantes (Áron Anton) en una sesión especial dedicada a las exposiciones de estudiantes y se enmarca dentro de la actividad del grupo estable de didáctica e innovación educativa MoMa de nuestra universidad. A modo de desiderata, sería muy beneficioso para los estudios universitarios españoles en las áreas de ciencia y tecnología la incorporación de asignaturas de este perfil en los másteres posteriores al grado. Pensamos que la competencia en modelización reúne no solo competencias básicas como la resolución de problemas, sino además otras que son muy valiosas para la formación de ingenieros y tecnólogos en un panorama actual que obliga a la incorporación de nuestros egresados en equipos de trabajo para el desarrollo de la I+D+i, así como a abordar temas multidisciplinares, no estrictamente relacionados con sus estudios previos, en donde la capacidad de adquisición de conocimiento y la autoformación juegan un papel clave.

Referencias

- [1] Abundant Earth. (<http://www.abundantearth.com/store/ecosphere.html>) (2012).
- [2] A. T. Chan. Comparative Physiological Study of Marine Diatoms and Dinoflagellates in Relation to Irradiance and Cell Size. II. Relation between Photosynthesis, Growth, and Carbon/Chlorophyll a Ratio. *J. Phycol.* 16, 428–432 (1980).
- [3] J. Dave. (<https://home.comcast.net/~davejanelle/ecospher.htm>) (2000).
- [4] S. Dong, S. Zhang, F. Wang. Food Sources and Carbon Budget of Chinese Prawn *Penaeus Chinensis*, *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* **20**, núm. 1, 32– 40 (2002).
- [5] Ecosphere Associates. (<http://www.eco-sphere.com/index.html>) (2012).
- [6] Ecosphere Associates. (<http://www.eco-sphere.com/about.html>) (2012).
- [7] A. Jobbágy Szennyvíztisztítási biotechnológiák, eloadásanyag, BME VBK, Budapest (2005).
- [8] J. Kaiser, J. Modelling composting as a microbial ecosystem: a simulation approach, *Ecological Modelling* **91**, 25–37 (1996).
- [9] W. Li. A Stochiometrically Derived Algal Growth Model and its Global, *Mathematical Biosciences and Engineering*, **7**(4), 825–836 (2010).
- [10] Luke J. Linhoff, Analysis of *Halocaridina Rubra* in an Endogenously Controlled Closed Ecosystem eHow.com (http://www.ehow.com/how_5118206.make-ecospheres.html)
- [11] NASA (<http://www.eco-sphere.com/>) (2012).
- [12] S. Papaspyrou, M. Thessalou-Legaki, E. Kristensen, Erik. Impact of *Pestarella tyrrhena* on benthic metabolism in sediment microcosms enriched with seagrass and macroalgal detritus, *Marine Ecology Progress Series*, **281** 165–179 (2004).

